Zur Kenntniss der Wasserausscheidung an den Blättern von Phaseolus multiflorus Willd. und Boehmeria

von

Dr. A. Nestler.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. deutschen Universität in Prag, Nr. XXV der 2. Folge.

(Mit 1 Tafel.)

I. Die Wasserausscheidung an den Blättern von Phaseolus multiflorus Willd.

Während die Ausscheidung tropfbar flüssigen Wassers bei jenen Pflanzen, welche sogenannte Wasserspalten besitzen, bereits seit langer Zeit bekannt ist, und die meist einfachen Verhältnisse des Baues der Ausscheidungsstellen vielfach studirt und beschrieben worden sind, ist man erst seit verhältnissmässig wenigen Jahren auf solche Pflanzen und Pflanzenorgane aufmerksam geworden, bei welchen die Verhältnisse der hier früher unbekannten Secretion durchaus nicht so einfach liegen, wie bei jenen mit bestimmt locirten und mehr weniger auffallend gestalteten Spaltöffnungen versehenen Pflanzen. Ich meine damit die Wasserausscheidung bei einer Anzahl von Blüthenkelchen, ferner bei den Blättern von *Phaseolus multiflorus* Willd. und sämmtlichen bisher untersuchten Malvaceen.

Wie sich almälig unsere Kenntniss hierüber entwickelt hat, geht aus folgenden Daten hervor: Treub[1] hat (1889) bei der

[1] Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, III. Bd.

Besprechung der wasserausscheidenden Kelche von *Spathodea campanulata* zuerst darauf hingewiesen, dass hier möglicherweise Drüsenschuppen diese Secretion besorgen. Diese Trichome wurden durch Abbildungen näher erläutert.

Bald darauf (1891) untersucht Lagerheim[1] die wassersecernirenden Kelche von *Jochroma macrocalyx* und findet auch hier Trichome, welche er in Folge ihrer Ähnlichkeit mit denen von *Spathodea* als die das Wasser secernirenden Organe anspricht.

Drei Jahre später veröffentlichte Haberlandt nach seiner Tropenreise seine Untersuchungen »Über wassersecernirende und absorbirende Organe«,[2] in welchen er neben Anderem ausführlich die Wasserausscheidung bei *Phaseolus multiflorus* bespricht. Auf Grund seiner Untersuchungen und Experimente kommt er zu der Ansicht, dass auch hier Drüsenhaare die Wasserausscheidung besorgen.

Bei den Malvaceen, deren sämmtliche bisher untersuchte Gattungen und Formen die Ausscheidung flüssigen Wassers an den Blättern zeigen[3] und eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der Secretion bei *Phaseolus* erkennen lassen, konnte ich bisher nicht mit voller Sicherheit nachweisen, ob hier die Secretion durch Spaltöffnungen, Trichome oder auf andere Weise geschieht. Gleichzeitig hat noch Koorders[4] eine Anzahl wasserausscheidender Kelche tropischer Pflanzen untersucht und Trichome als die Organe der Wasserausscheidung bezeichnet.

Ohne die Möglichkeit jemals in Frage gestellt zu haben, dass durch Drüsenhaare eine Wasserausscheidung bewirkt werden könne, habe ich doch, was *Phaseolus* anbelangt, in früheren Arbeiten[4] meine Zweifel darüber ausgesprochen, dass

---

[1] Zur Biologie der *Jochroma macrocalyx* Benth. Berichte der deutschen bot. Ges., 1891.

[2] Diese Sitzungsberichte, Bd. CIII, Abth. I, 1894.

[3] Nestler, Die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern der Malvaceen und anderer Pflanzen. Diese Sitzungsberichte, Bd. CVI, Abth. I, 1897.

[4] Nestler, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern. Diese Sitzungsberichte, Bd. CV, Abth. I, S. 545 und Bd. CVI, Abth. I, S. 396.

hier thatsächlich Trichome jene Secretion ermöglichen, da bisher keine endgiltigen Beweise geliefert worden sind, anderseits durch die Feststellung eigenthümlicher, den Wasserspalten ähnlichen Stomata auf der Unterseite der Bohnenblätter eine andere Lösung dieser Frage nicht unwahrscheinlich erscheinen musste. In bestimmter Weise hat sich kürzlich Spanjer[1] gegen diese Trichomhydathoden und für die Wasserspalten erklärt, indem er sagt: »Die Keulenhaare scheiden nur in der Jugend Wasser aus, und zwar nur dann, wenn sie verschleimen; sie sind also sicher Schleimdrüsen, und zwar solche, welche activ wirken können«; — »die Wasserausscheidung beim Einstellen der Blätter in Wasser beim Einpressen oder an der lebenden Pflanze tritt nicht hauptsächlich da auf, wo die meisten Keulenhaare sitzen, also nicht an den stärkeren Nerven, sondern auf der Blattspreite über den Nervenenden; ferner sieht man bei mikroskopischer Untersuchung die Wassertropfen stets über Wasserspalten austreten«. Dass hier die Entscheidung durchaus nicht so einfach ist, wie oft angenommen wird, bezeugen die Untersuchungen über andere Fälle von Wasserausscheidung durch Drüsen. Ich habe schon hervorgehoben, dass Treub, der das Verdienst hat, zuerst auf derartige Secretionen hingewiesen zu haben, sich nur reservirt über die Trichomhydathoden von *Spathodea* äussert. Ferner ist diesbezüglich auf eine Arbeit Goebel's »Über die biologische Bedeutung der Blatthöhlen von *Tozzia* und *Lathraea*«[2] hinzuweisen; er sagt hier: »Eine directe Festsetzung, dass hier die Wasserabsonderung durch Schilddrüsen erfolgt, ist bei der Kleinheit derselben kaum möglich; was die kleinen Köpfchendrüsen anbelangt, welche neben den Schilddrüsen vorkommen, so ist ihre Function unbekannt, was übrigens auch für die meisten kleinen Drüsenhaare anderer Pflanzen gilt«. Dagegen hat Haberlandt[3] zu derselben Zeit nicht die Schilddrüsen, sondern eben diese Köpfchenhaare von *Lathraea* als Wassersecretionsorgane bezeichnet.

---

[1] Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefässpflanzen. Botan. Zeitung, 1898, S. 60.

[2] Flora, 1897, S. 450.

[3] Zur Kenntniss der Hydathoden. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XXX, S. 523.

Durch diese verschiedenen Zweifel veranlasst, ferner aus dem Grunde, weil, wie schon gesagt, die bisher gelieferten Beweise nicht stichhältig sind, habe ich mich bereits früher und neuerdings mit der Frage beschäftigt: »Wird bei *Phaseolus* die Wasserausscheidung durch Trichome oder auf andere Weise ermöglicht?« Würde hier eine sichere Entscheidung erfolgen, dann könnte man sich auch über andere, bisher zweifelhafte Fälle ein annähernd richtiges Urtheil erlauben; und dass gerade die *Phaseolus*-Blätter für diese Untersuchungen geeignet sind, wird aus dem Folgenden ersichtlich sein.

Ich habe bereits vor drei Jahren[1] auf die gewiss auffallende Erscheinung hingewiesen, dass ein abgeschnittenes Bohnenblatt, welches von einer im Freien cultivirten, kräftigen Pflanze stammt, eine sehr starke Wasserausscheidung zeigt, wenn dasselbe mit seinem Stiel im Wasser steht und im feuchten Raume unter einer Glasglocke sich befindet; die Secretion zeigt sich vorherrschend auf der Blattunterseite, bedeutend schwächer oder gar nicht auf der Blattoberseite. Ich wies darauf hin, dass hier die tropfbarflüssige Wasserausscheidung mit vollständiger Ausschaltung des Wurzeldruckes und ohne Anwendung irgend eines künstlichen Druckes vor sich gehe und dass somit hier grosse osmotische Druckkräfte an abgeschnittenen Pflanzentheilen zum Vorschein kämen. Die Blätter anderer Pflanzen, welche ausgezeichnete, stark differenzirte Epitheme und Wasserspalten über den Gefässbündeln besitzen, zeigten unter denselben Verhältnissen, wie abgeschnittene Bohnenblätter, in der Regel gar keine Secretion; nur in seltenen Fällen wurden einige winzig kleine Tröpfchen beobachtet.

Später[2] habe ich die Beobachtung gemacht, dass man die Wasserausscheidung bei den Bohnenblättern auch noch auf andere Weise ermöglichen kann: »Wenn man in eine Schale, deren Boden mit einer mässigen Wasserschichte bedeckt ist, ein abgeschnittenes Fiederblatt von *Phaseolus multiflorus* so legt, dass die morphologische Oberseite desselben das Wasser berührt, während der kurze, gewöhnlich normal zur Lamina

[1] L. c. Bd. CV, S. 546.

[2] L. c. Bd. 106, S. 399.

stehende Blattstiel ausserhalb des Wassers liegt und das Ganze unter eine Glasglocke stellt, welche unten mit Wasser abgesperrt ist, so findet die Wasserausscheidung selbst bei constanter Temperatur auf der Blattunterseite genau in derselben Zeit und mit derselben Stärke statt wie bei einer intacten Pflanze unter denselben günstigen Bedingungen. Da wegen der vollkommen ruhigen, horizontalen Lage des Fiederblättchens das secernirte Wasser nicht abfliessen kann, so lässt sich auf diese Weise der Beginn und der ganze Verlauf der Secretion in sehr schöner und bequemer Weise verfolgen

Damit glaubte ich ein Mittel gefunden zu haben, um die Ausscheidung direct unter dem Mikroskope beobachten zu können und die Frage zu entscheiden, ob das Wasser bei diesen Blättern durch die Thätigkeit von Drüsenhaaren ausgeschieden wird, oder seinen Weg durch Spaltöffnungen nimmt, oder auf andere Weise nach aussen gelangt. Es können meines Erachtens zur Beantwortung dieser Fragen nur zwei Methoden angewendet werden, welche eine ganz sichere Entscheidung gestatten, vorausgesetzt, dass dieselben durchführbar sind: entweder vollständige Ausschaltung der Function der Trichome oder directe Beobachtung des Austrittes des Wassers.

Was die erste Methode anbelangt, so ist bekanntlich der Versuch gemacht worden, die Drüsenhaare dadurch zu vernichten, dass die ganze Blattunterseite mit einer Sublimatlösung bestrichen wurde.[1] Dieser Vorgang ist entschieden nicht einwandsfrei, wie jeder objective Beurtheiler zugeben wird: denn man mag bei dieser Operation der Vergiftung auch noch so vorsichtig vorgehen, so werden dabei doch nicht allein die Trichome, sondern auch die Spaltöffnungen, wie überhaupt die ganze Epidermis des Blattes mehr weniger in Mitleidenschaft gezogen. Würde man jedes Trichom einzeln vergiften, so wäre das Räthsel gelöst. Das ist aber nicht ausführbar. Mittelst einer sehr feinen Nadel könnte man, während das Blatt bei schwacher Vergrösserung unter dem Mikroskope liegt, wohl die Drüsenhaare einzeln vernichten. Das ist aber, wie ich mich über-

[1] Haberlandt, Das tropische Laubblatt. Diese Sitzungsberichte, Bd. CIII, Abth. I, S. 513.

zeugte, eine sehr mühsame Arbeit, bei der es auch nicht vollständig ausgeschlossen wäre, dass auch noch andere Blattzellen, ausser denen der Drüsenhaare verletzt würden.

Es bleibt also nur die directe Beobachtung der Ausscheidung übrig.

Die bereits früher erwähnte Eigenschaft der Bohnenblätter benützend, welche darin besteht, dass eine ganz dünne Wasserschichte und ein sehr kleiner, von Wasserdampf erfüllter Raum genügt, um diese Blätter zur Ausscheidung zu veranlassen, verwendete ich ein Kästchen aus sehr dünnem Glase, das bequem auf den Tisch des Mikroskopes unter das Objectiv gestellt werden konnte. Auf den Boden dieses Kästchens kam eine ganz dünne Wasserschichte und auf dieselbe ein Fiederblättchen von *Phaseolus* so zu liegen, dass die morphologische Oberseite desselben die Wasserschichte berührte; die dem Objective zugekehrte Innenwand dieses Kästchens wurde, um das Anlaufen derselben zu verhindern, mit Glycerin bestrichen, und dann das Kästchen vollständig geschlossen. In diesem kleinen Raume trat die Secretion des Blattes in ganz normaler Weise ein. Es zeigte sich jedoch der Übelstand, dass das mit Rücksicht auf die erforderliche Höhe des Glaskästchens nothwendige schwache Objectiv eine zu geringe Vergrösserung gestattete, um die einzelnen Elemente auf der ausscheidenden Blattseite genau beobachten zu können. Auch die Anwendung von besonderen Beleuchtungslinsen hatte nicht den gewünschten Erfolg. Ich wendete nun ein anderes Verfahren an, das zwar nicht gestattet, den Moment des Austrittes des Wassers direct zu beobachten, aber die ausgeschiedenen Tropfen, selbst die kleinsten und jede Blattstelle mit vollkommener Deutlichkeit erkennen lässt. Ich bediene mich dazu der bekannten Petrischalen, welche zur Anlegung von Bakterienculturen dienen. Die Deckel derselben schliessen hinreichend, um die Fiederblättchen in der früher angegebenen Weise zur Secretion zu veranlassen. Die Beobachtung geschah auf folgende Weise: Nachdem die Wasserausscheidung des Blättchens entweder bereits makroskopisch sichtbar oder aller Erfahrung nach bereits eingetreten sein musste, kam die Petrischale auf den Objecttisch des Mikroskopes; unmittelbar vor der Beobachtung wurde

der Deckel abgehoben. Für die Beobachtung wurde Ocular III und Objectiv 4 der jetzt gebräuchlichen Reichert'schen Mikroskope mit vollständig ausgezogenem Tubus und eingeschaltetem Abbe verwendet. Der Focalabstand ist dabei noch so gross, dass kein Theil des Blattes bei der Verschiebung der Schale die Frontlinse berührt; anderseits erscheinen die sämmtlichen Theile der betreffenden Blattseite bei durchfallendem Lichte relativ gross und mit jeder wünschenswerthen Deutlichkeit: man sieht jede Zelle der Drüsenhaare (Fig. 1), jede Spaltöffnung nicht allein im Umrisse, sondern auch die Eisodialöffnung, ob geschlossen oder mehr weniger geöffnet, kurz jede Epidermiszelle bietet sich vollkommen klar dar. Auch die ausgeschiedenen Tröpfchen, selbst die kleinsten, sind ganz deutlich zu sehen, und da die Verdunstung, wie ich stets beobachten konnte, verhältnissmässig langsam vor sich geht, so hat man genügend Zeit zur Betrachtung. Da man nun unter Benützung einer grösseren Anzahl von Schalen, in welche in bestimmten Zeitintervallen Fiederblättchen gelegt wurden, es vollkommen in der Hand hat, jedes Stadium der Secretion zu beobachten, so ist, wie ich glaube, damit ein Mittel geboten, um sich über den Ort der Ausscheidung Aufklärung verschaffen zu können. Auch ist man, wie leicht einzusehen, damit in der günstigen Lage, in kurzer Zeit die ganze Blattfläche zu besichtigen, um bezüglich der Vertheilung der Trichome und der Spaltöffnungen, insbesondere jener, welche möglicherweise bei der Secretion eine Rolle spielen, ins Klare zu kommen. Ich werde diesbezüglich einige bisher erwähnte Ansichten widerlegen.

Zunächst sollen jedoch im Allgemeinen die Beobachtungen hervorgehoben werden, welche über die Ausscheidung abgeschnittener Fiederblättchen von *Phaseolus* gemacht worden sind. Nicht allein die jüngeren Blätter, sondern auch die älteren zeigen die Secretion, immer vorausgesetzt, dass dieselben von kräftigen, im Freien cultivirten Pflanzen stammen. Ich habe öfters die grössten Fiederblättchen (bis $1^1/_2$ *dm* lang und darüber) von ausgewachsenen blühenden Pflanzen ausgewählt und beobachtet, dass dieselben in entsprechend grossen Glasdosen ebenfalls die Wasserausscheidung in normaler Weise zeigen.

Dass auch die morphologische Blattoberseite secernirt, ist längst bekannt und kann ebenfalls leicht beobachtet werden, wenn man ein abgeschnittenes Blättchen mit der morphologischen Unterseite auf eine dünne Wasserschichte legt. Ich möchte jedoch darauf hinweisen, dass die Secretion der Oberseite sich etwas anders äussert als die der Unterseite. Während hier die Ausscheidung stets in Tropfenform erfolgt, sieht man auf der Oberseite niemals deutliche Tröpfchen; es scheint, dass die ausgetretene Flüssigkeit sich sofort auf der Epidermis ausbreitet, zerfliesst. Unter dem Mikroskope macht sich das auf der Blattoberseite ausgetretene Wasser gar nicht bemerkbar.

Um ein Fiederblättchen zur Secretion zu veranlassen, ist es nicht unbedingt nothwendig, dasselbe mit einer Blattseite auf das Wasser zu legen; wenn man ein Blättchen so anbringt, dass dasselbe nur mit der Spitze etwa ein Viertel der ganzen Länge des Blattes ins Wasser taucht, während der übrige Theil vertical über die Wasserfläche emporragt, so scheidet dieser Theil ebenso kräftig aus, wie wenn der Blattstiel im Wasser steht oder die ganze Blattfläche das Wasser berührt.

Ich habe auch den Fall untersucht, ob ein abgeschnittenes Fiederblatt auch dann ausscheidet, wenn es sich in einem von Wasserdampf erfüllten Raume befindet, ohne irgendwie direct mit dem Wasser in Verbindung zu stehen. Zu diesem Zwecke wurde das Blättchen unmittelbar nach dem Abschneiden von der intacten Pflanze auf ein in einer Glasschale stehendes Gesteil aus Glasstäben gelegt; der Boden der Schale war so mit Wasser bedeckt, dass die Entfernung des Wasserspiegels vom Blatte noch 4 *cm* beträgt. Dieser wiederholt vorgenommene Versuch zeigte, dass auch unter solchen Umständen eine Secretion stattfindet; dieselbe äussert sich aber stets nur in sehr feinen, doch deutlich wahrnembaren, zahlreichen Tröpfchen.

Die ausgeschiedene Flüssigkeit bläut stets sehr stark das rothe Lackmuspapier, und zwar in jedem Falle, man mag ganze bewurzelte Pflanzen oder abgeschnittene Blätter oder Fiederblättchen zu dem Versuche verwenden. (Von anderen Reactionen und den in diesem Secretwasser nachweisbaren Substanzen wird später die Rede sein.) Es verdient ferner hervorgehoben zu werden, dass die Ausscheidung an abgeschnittenen Fieder-

blättchen in derselben Zeit und in derselben Stärke wie an intacten Pflanzen sich zeigt, wenn man an Stelle des gewöhnlichen Leitungswassers destillirtes Wasser, Kupfervitriollösung, Tanninlösung oder sehr verdünnte Kalilauge anwendet. Wahrscheinlich äussert sich diese Erscheinung auch noch bei sehr vielen anderen Flüssigkeiten.

Bei Anwendung einer einprocentigen Kupfervitriollösung zeigte sich die Secretion bereits nach acht Stunden sehr deutlich; die Grösse der Tropfen nahm von Tag zu Tag zu; niemals war in dem Secret eine Spur von Kupfer nachzuweisen.

Sogar eine zweiprocentige Kupfervitriollösung bewirkte die Secretion in ganz normaler Weise. Bei Anwendung von einprocentiger Ferrocyankaliumlösung konnte niemals eine Ausscheidung beobachtet werden.

Die von mir angewandte Methode, die abgeschnittenen Blattfiedern zur Secretion zu veranlassen, gestattet auch auf sehr einfache Weise und in kurzer Zeit ein solches Quantum der ausgeschiedenen Flüssigkeit anzusammeln, dass eine genaue qualitative und quantitative Analyse derselben möglich ist. Wenn man z. B. 100 Fliederblättchen gleichzeitig in Petrischalen einlegt, so kann man nach 3—4 Tagen ein beträchtliches Quantum der ausgeschiedenen Flüssigkeit gewinnen. Das Sammeln der Tropfen geschieht mittelst eines Capillarröhrchens, das von Zeit zu Zeit wieder entleert wird.

Der bei 100° C. sich ergebende feste Rückstand ist ziemlich bedeutend, er beträgt nahezu $^1/_2$ $^0/_0$ der ausgeschiedenen Flüssigkeit. Es ist daher begreiflich, wenn man auf der Unterseite der Blätter oft sehr zahlreiche Krystalle und Aggregate derselben findet. Ich habe derartige Fälle leicht constatiren können, indem ich die Fiederblättchen nach dem Abschneiden von einer im Freien cultivirten Pflanze sofort unter dem Mikroskope betrachtete: es fanden sich oft sehr zahlreiche Krystalle und drüsenartige Bildungen derselben auf den Blattrippen der Unterseite, und zwar an solchen Stellen, wo weder ein Drüsenhaar noch eine Spaltöffnung zu sehen war. Bisweilen war die ganze Kante einer hervorragenden Nervenbahn mit derartigen Krystallbildungen bedeckt. Da die ausgeschiedene Flüssigkeit mehr weniger grosse Epidermispartien bedeckt und bei dem hängenden

Blatte sogar abfliesst, so können die nach dem Verdunsten des Wassers zurückbleibenden festen Bestandtheile sich an jeden beliebigen Theil des Blattes ansetzen; man sieht mitunter Krystalle an den Hakenhaaren, den Drüsenhaaren und an anderen Orten. Aus den Ablagerungsorten dieser Krystalle lässt sich daher gar kein Schluss ziehen, wo die Flüssigkeit ausgetreten sei.[1]

Bei der Frage nach dem Orte der Wasserausscheidung handelte es sich bisher, wie schon früher gesagt wurde, um die Entscheidung, ob die Secretion durch Trichome oder Spaltöffnungen erfolgt. Es könnten aber auch die gewöhnlichen Epidermiszellen sein, durch welche die Flüssigkeit austritt. Solche Fälle sind bekannt; ich erinnere nur an die Ausscheidung der Schachtelhalme.

Was nun die Spaltöffnungen und Trichome der *Phaseolus*-Blätter anbelangt, so ging man bei der näheren Untersuchung derselben so vor, dass kleine Fragmente der Epidermis bei stärkerer Vergrösserung betrachtet wurden; die Vertheilung der ausgeschiedenen Tropfen auf der Blattspreite wurde wiederum nur makroskopisch beobachtet. Dadurch haben sich einige Irrthümer eingestellt, welche bei Betrachtung eines ganzen ausscheidenden Fiederblättchens unter dem Mikroskope widerlegt werden können.

Auf den Blattnerven der Blattunterseite kommen weitgeöffnete, den sogenannten Wasserspalten sehr ähnliche Spaltöffnungen vor, welche öfters auf einem kleinen Zellhügel stehen.[2] Es lag natürlich die Annahme sehr nahe, dass durch diese Spaltöffnungen das Wasser seinen Austritt nimmt.

Durchmustert man jedoch mit dem Mikroskope eine ganze Blattseite, so wird man finden, dass die Zahl dieser Spaltöffnungen viel zu gering ist, um die sehr grosse Menge der ausgeschiedenen Wassertropfen zu erklären. Ausserdem habe ich bei sehr zahlreichen Untersuchungen niemals einen Secrettropfen über einer derartigen Spaltöffnung gesehen. Es ist daher ausgeschlossen,

---

[1] Vergl. Haberlandt, Zur Kenntniss der Hydathoden. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XXX, Heft 4, S. 525.

[2] A. Nestler, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern. Diese Sitzungsberichte, Bd. CV, Abth. I, S. 546.

dass diese Art der Spaltöffnungen bei der Wasserausscheidung an abgeschnittenen Blättern eine Rolle spielt.

Nebenbei bemerkt, kommen derartige auf Zellhügeln stehende Spaltöffnungen auch bei anderen Pflanzen vor, bei denen die Wasserausscheidung an ganz anderen, bestimmt locirten Stellen des Blattes stattfindet; so beobachtete ich dieselben auf den Nervenbahnen der Blattunterseite von *Helleborus niger.*[1]

Was die Vertheilung der Drüsenhaare anbelangt, so sagt Haberlandt,[2] dass ihre Zahl unmittelbar neben den Blattnerven besonders gross sei; daher komme die Erscheinung, dass besonders an diesen Orten die Ausscheidung eine grosse sei und vorherrschend vor sich gehe. Demgegenüber behauptet Spanjer,[3] dass die Wasserausscheidung nicht an den stärkeren Nervenbahnen, sondern auf der Blattspreite über den Nervenendigungen durch Spaltöffnungen erfolge. Weder die Ansicht über die Vertheilung der Drüsenhaare, noch die über die Anordnung der ausgeschiedenen Tropfen ist richtig. Man kann mit Leichtigkeit erkennen, dass in der Regel nirgends eine auffallende Anhäufung von Drüsenhaaren stattfindet, weder in den Winkeln und an den Seiten der Blattnerven, noch sonst irgendwo. Die Drüsenhaare sind ziemlich gleichmässig auf den Nervenbahnen und an den Seiten derselben angeordnet, weniger zahlreich auf den Blattfacetten, also auf den Feldern zwischen den Nervenbahnen, aber auch hier wahrscheinlich über schwachen Nervensträngen.

Was die Anordnung der ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen anbelangt, so ist Folgendes auf Grund der directen, an horizontal liegenden Blättern gemachten Beobachtungen anzugeben: Die Tropfen werden in der Regel an jenen Stellen ausgeschieden, wo Nervenbahnen von anderen sich abzweigen oder scheinbar sich kreuzen. Am häufigsten sieht man folgende Bilder: ein Nervenstrang spaltet sich in zwei Zweige; genau über dem Punkte der Abzweigung steht der Tropfen (Fig. 1);

---

[1] A. Nestler, Nova acta der kaiserl. Leop. Car. deutsch. Ak. der Nat., Bd. LXI, Nr. 1, S. 13.

[2] Haberlandt, l. c. S. 511.

[3] Spanjer, l. c. S. 73.

oder: vier Gefässbündelstränge gehen scheinbar von einem Punkte aus; der Tropfen steht genau über der Kreuzungsstelle; oder es liegt zwischen je einem Paare von Nervenzweigen ein kleines Verbindungsstück, auf welchem der Secrettropfen liegt. Es macht stets den Eindruck, als ob an den genannten Stellen die Flüssigkeit sich gestaut hätte und schliesslich zum Austritte gelangt sei. Seltener konnte ich den Fall beobachten, dass ein kleinerer oder grösserer Tropfen auf einem scheinbar nervenfreien Felde, also auf einer Facette stand; aber auch hier können möglicherweise sehr zarte Gefässbündelstränge verlaufen, welche bei der Beobachtung des ganzen lebenden Fiederblättchens eben nicht sichtbar sind.

Es ist nun die Frage zu beantworten, wo denn eigentlich die Tropfen austreten? Dass es nicht eigenthümlich geformte Spaltöffnungen sein können, habe ich schon hervorgehoben. Die gewöhnlichen Luftspalten sind auch auszuschliessen, denn ihre Eisodialöffnungen erscheinen unter dem Secrettropfen stets schwarz, was nicht der Fall wäre, wenn das Wasser durch dieselben nach aussen gelangen würde. Es kommen also noch die Drüsen- oder Keulenhaare in Betracht, welche Haberlandt als »Wasserdrüsen oder Trichomhydathoden« bezeichnet hat. In neuerer Zeit hat Spanjer[1] dieselben als Schleimdrüsen bezeichnet, welche »bloss in der Jugend Wasser ausscheiden, und nur dann, wenn sie verschleimen; nach dem Verschleimen sterben sie ab, indem sie sich zugleich dunkel färben und nicht mehr activ wirken können«.

Nach meinen directen Beobachtungen der secernirenden Blätter kann es keinem Zweifel unterliegen, dass diese Trichome eine Flüssigkeit secerniren, welche vollständig klar und farblos ist und die Consistenz eines Wassertröpfchens besitzt. Ich habe bisweilen einen (Fig. 2) oder zwei solcher Tröpfchen (Fig. 3) an einem Keulenhaare gesehen, ohne dass die Cuticula des Köpfchens sich abgehoben hatte. Ferner wurde mit seltenen Ausnahmen in jedem Tropfen ein oder mehrere solcher Trichome wahrgenommen. Demgegenüber konnte sehr leicht constatirt werden, dass in allen Fällen, wo zahlreiche kleine Tröpfchen

[1] L. c. S. 60 und 72.

über die ganze Blattfläche vertheilt erschienen, eine grosse Zahl von Keulenhaaren keine Spur einer Ausscheidung zeigten, obwohl sie, nach Farbe, Form und Inhalt zu schliessen, vollständig intact waren. Einen solchen Fall, wie man ihn in analoger Art sehr oft beobachten kann, will ich näher beschreiben: Über dem Verzweigungspunkt eines Gefässbündels liegt ein grosser Secrettropfen (analog der Fig. 1); im Rayon des Tropfens, und zwar im Areal *a)* sieht man ein einziges Drüsenhaar und 9 gewöhnliche Luftspalten; in *b)* 11 Spaltöffnungen; in *c)* 12 Spaltöffnungen. Ausserdem werden von demselben Secrettropfen noch einige auf den Nervenbahnen stehende, hakig gekrümmte, einzellige Haare bedeckt. In der Nähe dieses Tropfens, und zwar auf jeder der drei Nervenbahnen, sind noch viele Drüsenhaare, welche keine Spur einer Secretion zeigen, aber vollständig normal erscheinen und nicht dunkel gefärbt aussehen, wie solche Spanjer beobachtet hat. Es ist gewiss auffallend, dass von dem einzigen Trichome auf der Fläche *a)* die ganze Flüssigkeitsmenge ausgeschieden worden sei, welche noch die Flächen *b)* und *c)* bedeckt. Ebenso bemerkenswerth ist es, dass man bisweilen kleine Tropfen an Stellen findet, wo keine Drüsenhaare sich befinden, sondern entweder Spaltöffnungen (Luftspalten mit schwarzer Eisodialöffnung) und gewöhnliche Epidermiszellen oder die Letzteren allein, so dass es den Anschein hat, als ob durch diese gleichfalls die Flüssigkeit austreten könne. Dass dies höchstwahrscheinlich nicht der Fall ist, sondern die Tropfenbildung auf diesen Bohnenblättern, abgesehen von der activen Thätigkeit der Drüsenhaare noch auf ganz andere Weise vor sich gehen kann, darüber geben folgende Versuche sicheren Aufschluss.

Wenn man einen auf dem Bohnenblatte im feuchten Raume entstandenen Tropfen mit einem reinen Objectträger auffängt und diesen so in eine feuchte Kammer legt, dass eine directe Berührung des Tropfens mit dem flüssigen Wasser ausgeschlossen ist, so bemerkt man, wie nicht anders zu erwarten, selbst nach Tagen gar keine Veränderung an dem Tropfen; er vergrössert sich nicht.

Lässt man einen solchen Tropfen auf dem Objectträger bei gewöhnlicher Zimmertemperatur eintrocknen, so entsteht

ein fester Rückstand, welcher, unter dem Mikroskope betrachtet, aus zierlichen, federartigen, meist bogenförmig verlaufenden Bildungen besteht; ausserdem sieht man hie und da undeutlich geformte Krystalle und Gruppen derselben. Wenn man nun diesen Objectträger mit dem festen Rückstande in einen feuchten Raum bringt, so bildet sich in sehr kurzer Zeit wieder der ursprüngliche Tropfen, indem jene Substanz oder wenigstens ein Theil derselben Wasser aus der von Wasserdampf erfüllten Atmosphäre begierig aufnimmt. Dass diese Wasseraufnahme sehr rasch vor sich geht, kann man erkennen, wenn man einen solchen Rückstand unter dem Mikroskope betrachtet: der beim Ausathmen entstehende Wasserdampf wird sofort von jener Substanz aufgenommen. Man sieht deutlich, wie sich rasch kleine flüssige Stellen bilden, die beständig an Grösse zunehmen. Es muss also in dem auf dem Blatte entstandenen Flüssigkeitstropfen ein Stoff enthalten sein, welcher leicht Wasser aufnimmt.

Ich habe schon früher erwähnt, dass die Secrettropfen stark das rothe Lackmuspapier bläuen; auf Nessler's Reagens erfolgt keine Reaction; bei Anwendung von Phenolphthaleïnpapier tritt entweder gar keine Rothfärbung ein, oder dieselbe zeigt sich erst nach einigen Minuten, in seltenen Fällen tritt die Reaction sofort ein.

Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens des Tropfens gegen Phenolphthaleïn kann die sein, dass die wirksame Substanz in sehr verschiedenen Mengen in dem Secretwasser enthalten ist. Es ist aber auch noch eine andere Erklärung möglich.

Gibt man den Rückstand nach dem Eintrocknen des Tropfens auf einem Objectträger in den feuchten Raum, so nimmt derselbe, wie schon gesagt, rasch Wasser auf; dieser neue Tropfen reagirt nun stets sofort sehr stark auf Phenolphthaleïn.[1]

Genau denselben Vorgang kann man beobachten, wenn man doppeltkohlensaures Kali, das auf Phenolphthaleïn nicht

---

[1] Es genügt auch, wie vielfache Versuche lehrten, den Secrettropfen etwa $^1/_4$ Stunde nach dem Auffangen mit dem Objectträger, also vor seiner Verdunstung, mit Phenolphthaleïn zu prüfen; die Reaction tritt auch dann stets sehr deutlich ein.

reagirt, in destillirtem Wasser auflöst, einen Tropfen dieser Lösung bei gewöhnlicher Zimmertemperatur eintrocknen lässt und zu dem festen Rückstande wieder einen Tropfen destillirten Wassers hinzufügt. Nun zeigt sich sofort eine starke Phenolphthaleïnreaction: ein Theil der Kohlensäure des doppeltkohlensauren Kalis wird bei diesem Vorgange rasch an die Luft abgegeben, wodurch einfachkohlensaures Kali entsteht; dieses nun reagirt stark auf Phenolphthaleïn.

Wenn man verdünnte Salzsäure zu dem Rückstande nach dem Eintrocknen des Secrettropfens bei gewöhnlicher Zimmertemperatur gibt, wodurch ein lebhaftes Aufbrausen bewirkt wird, und dann eine Platinchloridlösung zusetzt, so bilden sich sofort zahlreiche gelbe Octaëder und Combinationen derselben mit dem Würfel und dem Rhombendodekaëder. Diese Krystallbildungen, ferner die spectroskopische Prüfung des festen Rückstandes lassen es als sicher erscheinen, dass hier vorherrschend eine Kaliumverbindung vorhanden ist.[1] Unter Berücksichtigung der oben angegebenen Reactionen ist in dem Secrettropfen des Bohnenblattes doppeltkohlensaures Kali enthalten, welches nach dem Eintrocknen an der Luft rasch zu einfachkohlensaurem Kali wird. Da diese Substanz, wie bereits gesagt, in einer von Wasserdampf erfüllten Atmosphäre lebhaft Wasser aufnimmt, so können damit manche bisher unklare Erscheinungen bei der Tropfenbildung auf Bohnenblättern eine leichte Erklärung finden.

Ich habe schon früher erwähnt, dass man auf der Unterseite der Blätter bisweilen Krystalle und Aggregate derselben findet, welche offenbar die Rückstände früher vor sich gegangener Ausscheidungen sind. Kommt nun ein solches Fiederblättchen in einen von Wasserdampf erfüllten Raum, so nimmt das in den festen Rückständen enthaltene kohlensaure Kali Wasser aus der Atmosphäre auf, und es zeigen sich Tropfen auf der Blattfläche. Gleichzeitig scheiden die Drüsenhaare neues doppeltkohlensaures Kali aus.

Da nun sehr oft die Beobachtung gemacht wurde, dass bei abgeschnittenen Fiederblättchen in der Petrischale die

[1] Ausserdem wurde eine kleine Menge von kohlensaurem Kalk nachgewiesen.

Tropfen nicht sofort auf Phenolphtaleïn reagirten, sondern das angewendete Reagenzpapier erst nach einigen Minuten eine rothe Färbung zeigte, so ist daraus der Schluss zu ziehen, dass diese Blätter entweder vordem überhaupt nicht secernirt hatten, oder dass der nach früher erfolgter Secretion gebildete Rückstand durch Regen oder durch künstliches Bespritzen mit Wasser wieder abgeschwemmt worden war. Lässt man jedoch ein Blatt stark secerniren, so dass eine reichliche Tropfenbildung sichtbar ist, diese Secrettropfen dann bei gewöhnlicher Zimmertemperatur eintrocknen, und bringt das Blatt dann wiederum in den feuchten Raum, so reagiren die nun sich bildenden Tropfen sofort auf Phenolphthaleïn. Der Vorgang der Tropfenbildung bei Anwesenheit von kohlensaurem Kali ist natürlich kein physiologischer, sondern ein rein physikalischer.

Es ist nun vollständig klar, dass nach dem Orte, wo ein Tropfen auf dem Blatte liegt, durchaus nicht geschlossen werden kann, dass hier etwa die Secretion erfolgte; denn es ist leicht möglich, dass nach einer früher erfolgten Ausscheidung der feste hygroskopische Rückstand des Tropfens sich an einer ganz anderen Stelle ablagerte als dort, wo er ursprünglich entstand.

Der Vorgang dieser Tropfenbildung erinnert unwillkürlich an die Nektarien;[1] die Pflanze sorgt für die Schaffung einer extracellulären Substanz, welche begierig Wasser aufnimmt. Es ist nun denkbar, dass an beliebiger Stelle des *Phaseolus*-Blattes das kohlensaure Kali nicht allein aus der umgebenden Luft Wasser aufnimmt, sondern vielleicht auch durch die Cuticula hindurch auf die Zellen plasmolytisch einwirkt und aus denselben Wasser zur Erhaltung des Lösungszustandes heraustreibt.

Dass auch die Blätter der Malvaceen, welche sich in der Art der Tropfenbildung an abgeschnittenen Pflanzentheilen nach meinen Untersuchungen ganz gleich verhalten wie *Phaseolus*, bezüglich der Natur des Secrettropfens dieser Pflanze gleichen, darüber habe ich vor Kurzem das Nähere berichtet.[2]

---

[1] Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, S. 263.

[2] A. Nestler. Die Secrettropfen an den Laubblättern von *Phaseolus multiflorus* Willd. und der Malvaceen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. December 1899.

II. Die Wasserausscheidung an den Blättern von Boehmeria-Arten.

Die Wasserausscheidung an den Blättern der Gattung *Boehmeria* hat dem äusseren Aussehen nach eine gewisse Ähnlichkeit mit der Tropfenbildung an den Blättern von *Phaseolus multiflorus.* Auch dort sehen wir eine grosse Anzahl von Tropfen über die Blattfläche vertheilt, aber nicht, wie bei *Phaseolus,* auf der Unterseite, sondern auf der morphologischen Oberseite des Blattes. Da auch hier zahlreiche Drüsenhaare (= Köpfchenhaare) vorkommen, da ferner über die Ausscheidung dieser Arten bisher nichts Näheres bekannt ist, so habe ich dieselben diesbezüglich näher untersucht.

Die anatomische Untersuchung dieser Blätter ergab das Resultat, dass hier wahrscheinlich die Secretion ausschliesslich durch Wasserspalten über einem Epithemgewebe erfolgt; die Drüsenhaare scheinen mit dieser Tropfenbildung nichts zu thun zu haben und einer anderen, bisher nicht eruirten Function zu dienen.

Ich untersuchte die Formen *Boehmeria utilis* Bl. = *B. tenacissima* Gaud., *argentea* hort. und *cylindrica* hort. Da die Verhältnisse bezüglich der Wasserausscheidung bei den genannten Arten mit wenigen, kleinen Unterschieden dieselben sind, so kann ich mich auf die Besprechung von *Boehmeria utilis* beschränken.

Die jüngeren und jüngsten Blätter einer intacten Pflanze zeigen unter günstigen Bedingungen eine sehr starke Wasserausscheidung, und zwar nur auf der morphologischen Oberseite der Blätter; dieselbe macht sich Anfangs in kleinen Tröpfchen bemerkbar, welche allmälig grösser werden, zusammenfliessen und endlich abtropfen. Die ältesten Blätter zeigen entweder nur vereinzelte kleine Tröpfchen am Rande oder gar keine Secretion; bisweilen bemerkt man auch nur einen feuchten Überzug.

Die morphologischen Einzelheiten der Blattoberseite sind folgende: Vorherrschend auf den Nervenbahnen, vereinzelt auch auf den Facetten, stehen einzellige conische Trichome, welche eine sehr breite Basis haben und sich rasch gegen die

Spitze zu verjüngen. Ausserdem sieht man vereinzelt auf den Nervenbahnen oder in kleinen Gruppen an den später zu besprechenden Orten der Ausscheidung kleine, bis zu 50 μ lange, mehrzellige Köpfchenhaare (Fig. 4, *d*); die Zellen des Köpfchens zeigen entweder deutlichen plasmatischen Inhalt und Zellkerne oder eine gelbbraune undeutliche Masse.

Luftspalten fehlen der Oberseite vollständig. In vielen papillenartig sich erhebenden Zellen der Epidermis ist ein Cystolith (Fig. 4, *c*) enthalten, wie er den Urticaceen eigenthümlich ist.

Zerstreut über die Blattfläche bemerkt man in der Flächenansicht mehr weniger runde, ungefähr 90 μ im Durchmesser fassende Stellen, deren Epidermiszellen im Verhältnisse zu ihrer Umgebung sehr klein sind. Hier liegen die Wasserspalten, 12—40 an Zahl. Dieselben sind kreisrund oder oval (Fig. 6), mit den durchschnittlichen Axenverhältnissen von 17 : 15 μ; ihr Porus ist sehr klein. Zwischen denselben sieht man einige der oben erwähnten Drüsenhaare (*d*).

Ein Querschnitt durch das Blatt, und zwar durch eine Secretionsstelle, zeigt folgende Einzelheiten (Fig. 4): Es fällt zunächst auf, dass hier die Wasserspalten auf einem kleinen, ungefähr 30—40 μ sich erhebenden Zellhügel liegen; ausserdem bemerkt man auf demselben einige Drüsenhaare. Der ganze Hügel ist ausgefüllt von einem kleinzelligen Epithem, welches sehr scharf gegen das benachbarte Gewebe differenzirt ist (Fig. 4, *e*). In dieses Epithem senden gewöhnlich mehrere Gefässbündelstränge ihre letzten, trachealen Enden; in der Flächenansicht eines solchen Hügels konnte ich bisweilen bemerken, dass fünf Gefässbündelstränge unter jenem Zellhügel zusammenstiessen und Tracheïdenenden in das Epithem sandten.

Die Reaction der ausgeschiedenen Flüssigkeit wurde als neutral oder kaum merkbar alkalisch befunden.

Abgeschnittene und im Wasser im feuchten Raume stehende Zweige zeigen selbst nach langer Dauer des Versuches keine Spur einer Secretion. Ebenso verhält sich ein abgeschnittenes Blatt in einer Glasdose, deren Boden mit Wasser bedeckt ist: es zeigt keine Secretion. Bei Anwendung künstlichen Druckes geht die Ausscheidung selbst dann in normaler Weise vor sich,

wenn an Stelle des Wassers eine Kupfervitriollösung verwendet wird. Der Vorgang der Wasserausscheidung bei der Gattung *Boehmeria* ist also eine einfache Druckfiltration. Die Drüsenhaare dagegen dienen einer anderen, bisher nicht näher bestimmten Function.

III. Zusammenfassung.

Um die Tropfenbildung an den Blättern von *Phaseolus multiflorus* direct unter dem Mikroskope beobachten zu können, wurde ein sehr einfaches Verfahren angewendet: man legt in kurzen Zeitintervallen abgeschnittene Fiederblättchen in die bekannten Petrischalen, deren Boden mit einer schwachen Wasserschichte bedeckt ist. Da die Tropfenbildung in diesen kleinen geschlossenen Räumen sehr schön vor sich geht, so kann man mit Leichtigkeit jedes Stadium derselben bei Anwendung einer bestimmten Vergrösserung (Reichert'sches Mikroskop: Oc. III; Obj. 4, Abbe) genau beobachten.

Durch diese directe Beobachtung wurde Folgendes festgestellt:

1. Die Tropfen treten nicht durch besonders gestaltete Spaltöffnungen, auch nicht durch die gewöhnlichen Spaltöffnungen aus.

2. Dieselben liegen nicht vorherrschend in den Nervenwinkeln, auch nicht vorherrschend auf den Blattfacetten, sondern auf den Kreuzungspunkten der Nerven, seltener auf den Blattfacetten.

3. Gewöhnlich sieht man die Secrettropfen über einem oder mehreren Drüsenhaaren liegen, seltener direct an diesen Trichomen hängen, bisweilen an solchen Stellen der Epidermis, wo weder Drüsenhaare noch Spaltöffnungen vorkommen.

Anstatt des gewöhnlichen Leitungswassers auf dem Boden der Petrischale kann man destillirtes Wasser, eine Kupfervitriollösung (1—2 $^0/_0$), Tanninlösung oder sehr verdünnte Kalilauge, wahrscheinlich noch andere Flüssigkeiten verwenden. Die Tropfenbildung geht stets normal vor sich.

Die Secrettropfen bläuen rothes Lackmuspapier stets sehr stark. Nessler's Reagens hat keinen Erfolg; Phenolphtaleïn-

papier röthet sich entweder nicht, oder erst nach einigen Minuten, seltener sofort.

Lässt man Secretwasser auf einem Objectträger eintrocknen, so zeigt sich ein weisser fester Rückstand; bringt man denselben nun wieder in einen feuchten Raum, so nimmt er rasch Wasser auf: es bildet sich von neuem der Tropfen. Dieser Tropfen reagirt nun stets sofort stark auf Phenolphthaleïn.

Die mikrochemische Untersuchung des festen Rückstandes eines eingetrockneten Tropfens, ferner der spectroskopische Befund ergab mit Berücksichtigung anderer Reactionen das Resultat, dass derselbe neben einer geringen Menge von kohlensaurem Kalk kohlensaures Kali enthält, eine Substanz, welche begierig Wasser aus einer feuchten Atmosphäre aufnimmt. Damit ist die Tropfenbildung auf dem Objectträger mit dem festen Rückstande des Tropfens im feuchten Raume erklärt.

Derselbe Vorgang wird wahrscheinlich auf den Blättern selbst sich abspielen, während gleichzeitig die Drüsenhaare thätig sind.

Da kohlensaures Kali sofort stark auf Phenolphthaleïn reagirt, bei dem ausgeschiedenen Tropfen diese Reaction sich aber in der Regel erst dann zeigt, wenn derselbe eintrocknet und der gebildete Rückstand durch Aufnahme von Wasser wieder flüssig geworden ist, so ist anzunehmen, dass doppeltkohlensaures Kali mit dem Secrettropfen ausgeschieden wurde, welches beim Eintrocknen des Tropfens durch rasche Abgabe eines Theils der Kohlensäure zu einfachkohlensaurem Kali wird.

Bei der Ausscheidung der Blätter der *Boehmeria*-Arten spielen die besonders an den Stellen des Wasseraustrittes vorkommenden Drüsenhaare keine Rolle; das Wasser tritt hier durch Wasserspalten aus, welche auf einem kleinen, vollständig von Epithemzellen ausgefüllten Zellhügel liegen. Der Vorgang der Ausscheidung ist hier eine einfache Druckfiltration.

Erklärung der Zeichnungen.

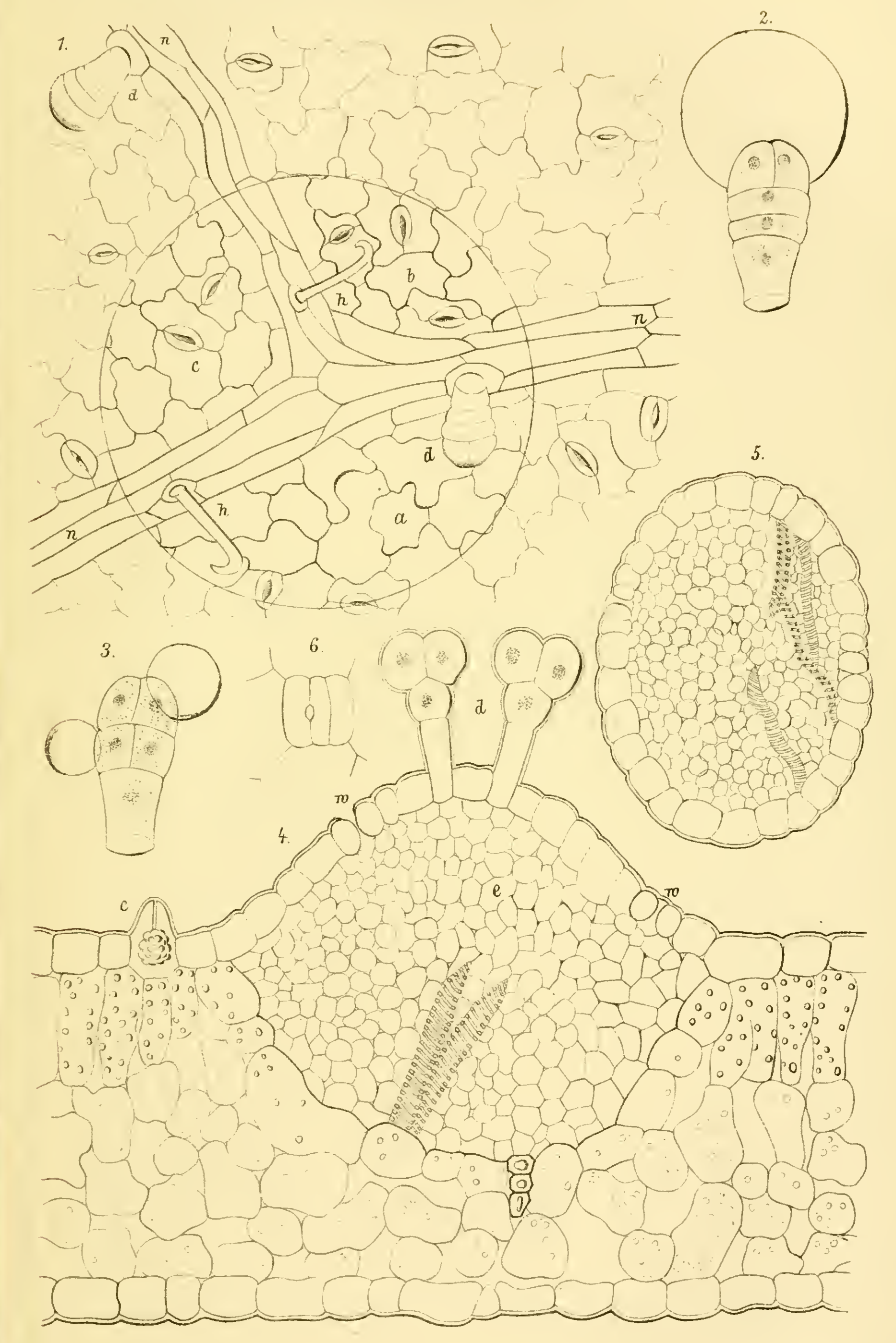
Fig. 1. Ein Stück der Epidermis der morphologischen Blattunterseite von *Phaseolus multiflorus* Willd. Der Kreis stellt den Umriss eines Secrettropfens dar; *a, b* und *c* = die drei von den Nervenbahnen *(n)* begrenzten Flächen; *d* = Drüsenhaar; *h* = hakenförmig gekrümmtes Haar. — Vergr. Oc. III, Obj. 4; vollständig ausgezogener Tubus des Mikroskopes Reichert.

Fig. 2 und 3. Drüsenhaare mit anhängenden Secrettropfen. Verg. 300.

Fig. 4. Querschnitt durch das Blatt von *Boehmeria utilis* an der Stelle der Wasserausscheidung; *d* = Drüsenhaare; *w* = Wasserspalten; *e* = Epithem; *c* = Cystolith. Verg. 300.

Fig. 5. Schnitt durch den Zellhügel in Fig. 4 parallel zur Blättfläche. Verg. 300.

Fig. 6. Eine Wasserspalte von *Boehmeria utilis*.



A. Nestler n. d. N. gez

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.